

# RECOPILACIÓN HISTÓRICA DE LAS CAPTURAS DE LAÚD (*Dermochelys coriacea*) EN PERÚ Y SU RELACIÓN CON LA MEDUSA SCYPHOZOA *Chrysaora plocamia*

## HISTORICAL COMPILATION OF LEATHERBACK (*Dermochelys coriacea*) CATCHES IN PERU AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE SCYPHOZOAN JELLYFISH *Chrysaora plocamia*

Javier Quiñones<sup>1</sup>Sixto Quispe Cayhualla<sup>2</sup>Jorge Zeballos<sup>2</sup>

<https://doi.org/10.53554/boletin.v36i1.324>

### RESUMEN

**QUIÑONES J, QUISPE S, ZEBALLOS J.** 2021. Recopilación histórica de las captura de laúd (*Dermochelys coriacea*) en Perú y su relación con la medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia*. *Bol Inst Mar Perú.* 36(1): 140-155.- Se realizó seguimiento de capturas de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) por la flota agallera tortuguera del puerto de San Andrés-Pisco (13°45'S, 76°13'W) en la costa centro sur del Perú, durante el fenómeno El Niño (EN) 1987. Se analizó biometría, necropsias, determinación de abundancias de medusas Scyphozoa y encuestas a pescadores artesanales de Pisco. Se registró 34 tortugas laúd capturadas con talla promedio  $117,3 \pm 10,2$  cm Largo Curvo de Caparazón (LCC) (rango: 100 - 140 cm, n=22), de las cuales 77,3% fueron juveniles y 22,7% subadultos. Existe fuerte correlación significativa (Rho Spearman = 0,883 al 99%) entre capturas de laúd y presencia de medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia* a escalas mensuales. Durante ese año se presentó mayor abundancia de *C. plocamia*, registrándose hasta 12,4 kg medusa/1000m<sup>3</sup>, promedio  $4,4 \pm 4$  kg medusa/1000m<sup>3</sup>, usando una serie de tiempo de más de 4 décadas (1972 - 2014). Como resultado de las encuestas se calculó la captura promedio de  $15,9 \pm 13,4$  (rango: 2 - 40, n=17) tortugas laúd por bote por mes, durante los años 1970's y 1980's, proyectándose una tasa de extracción de 572,4 laudes para 1987. Sin embargo, en los años 1990's y 2000's las capturas fueron 55 veces menores, con promedio de  $0,29 \pm 0,5$  (rango: 0 - 1,5, n=21). La principal zona de pesca de laúd en los años 1980's fue una zona continua costera (~40 km) de la playa Caucato (13°38'S, 76°12'W) hasta el norte de la playa Jahuay (13°19'S, 76°14'W) de 6 a 20 m de profundidad. Se propone una segregación ontogenética en la distribución espacial de la tortuga laúd frente a Perú, donde juveniles y subadultos se distribuyen en zonas costero neríticas, <30 mn distancia a la costa, probablemente influenciadas por la disponibilidad alimentaria representada por *C. plocamia*. Los adultos de tortuga laúd están mayormente distribuidos en zona pelágico oceánica (300 - 1500 mn).

**PALABRAS CLAVE:** *Dermochelys coriacea, Chrysaora plocamia, Perú, Pisco, EN 1987*

### ABSTRACT

**QUIÑONES J, QUISPE S, ZEBALLOS J.** 2021. Historical compilation of leatherback (*Dermochelys coriacea*) catches in Peru and their relationship with the Scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia*. *Bol Inst Mar Peru.* 36(1): 140-155.- We monitored leatherback sea turtle (*Dermochelys coriacea*) catches made by the turtle gillnetting fleet in the port of San Andrés, Pisco (13°45'S, 76°13'W), which is located on the south-central Peruvian coast, during El Niño (EN) 1987. Biometrics, necropsies, determination of Scyphozoan jellyfish abundance, and surveys of artisanal fishermen of Pisco were analyzed. A total of 34 caught leatherback turtles were recorded with a mean length of  $117.3 \pm 10.2$  cm Curved Carapace Length (CCL) (range: 100 - 140 cm, n=22), of which 77.3% were juveniles and 22.7% were sub-adults. There was a strong significant correlation (Rho Spearman = 0.883 at 99%) between leatherback catches and the presence of the scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* at monthly scales. When using a time series covering more than four decades (1972-2014), we found that 1987 was the year that presented a higher abundance of *C. plocamia*, being recorded up to 12.4 kg jellyfish/1000m<sup>3</sup>, and a mean of  $4.4 \pm 4$  kg jellyfish/1000m<sup>3</sup>. Regarding the surveys, we obtained a mean catch of  $15.9 \pm 13.4$  (range: 2 - 40, n=17) leatherbacks per boat/ month in the 1970s and 1980s, with the extraction of 572.4 leatherbacks for EN 1987. Nevertheless, in the 1990's and 2000's, catches were 55 times lower, averaging  $0.29 \pm 0.5$  (range: 0 - 1.5, n=21). In the 1980s the main area of leatherback fishing was a continuous coastal area (~40 km) from Caucato beach (13°38'S, 76°12'W) to the north of Jahuay beach (13°19'S, 76°14'W) at a depth between 6 and 20 m. Finally, we proposed ontogenetic spatial segregation, where juveniles and sub-adults are distributed in coastal-neritic areas, <30 nm offshore, probably influenced by coastal prey availability represented by *C. plocamia*. Conversely, adult leatherbacks are probably more distributed in oceanic pelagic waters (300 - 1500 nm offshore).

**KEYWORDS:** *Dermochelys coriacea, Chrysaora plocamia, Perú, Pisco, EN 1987*

1 IMARPE, Oficina de Investigaciones en Depredadores Superiores, jquinones@imarpe.gob.pe

2 IMARPE Laboratorio Costero de Pisco

## 1. INTRODUCCIÓN

La población de la tortuga dorso de cuero *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) ha declinado precipitadamente en los últimos años (SPOTILA *et al.*, 2000; WALLACE *et al.*, 2013), las que han sido severas en las playas de anidamiento de Costa Rica y México (SANTIDRIAN-TOMILLO *et al.*, 2007; SARTI-MARTINEZ *et al.*, 2007). En los años 1980's se registraban 35,356 nidos promedio por año en sus principales playas de anidación en todo el Pacífico este (Méjico, Costa Rica y Nicaragua), los cuales disminuyeron a 926 nidos promedio por año en el 2010, lo que implica la caída del 97,5% (WALLACE *et al.*, 2013).

Información mucho más reciente demuestra que si las condiciones de *status quo* se mantienen, la población será extinta en menos de 60 años (LAÚD OPO, 2020). La información disponible sugiere que la alta variabilidad medioambiental producto de calentamientos como El Niño (EN) podrían influenciar negativamente en el éxito reproductivo de esta especie (SABA *et al.*, 2008). Durante años EN, la arena en las playas de anidación se hace más caliente y seca, lo que incrementa mortalidad de huevos y tortuguitas en el Pacífico este (SANTIDRIAN-TOMILLO *et al.*, 2012).

A esto se suman las causas antropogénicas como la pesca en centro y sur América (SPOTILA, 2000; KAPLAN, 2005) a lo largo de sus rutas migratorias. En Perú, las capturas incidentales en las pesquerías artesanales, pueden ser causa importante de sus disminuciones (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2011), así como también las pesquerías industriales en aguas oceánicas frente a Chile (DONOSO *et al.*, 2010).

En el Perú las tortugas marinas han formado parte de la dieta de poblaciones costeras desde épocas prehispánicas y ha sido en la zona de San Andrés - Paracas, donde restos de tortugas marinas de ca. 4000-2000 años de antigüedad se han reportado (FRAZIER & BONAVIA, 2000). Los primeros reportes sobre capturas de tortugas en aparejos de pesca datan desde el período entre 1613 y el 1653, cuando más de 90 tortugas fueron capturadas con chinchorro de playa (FRAZIER & BONAVIA, 2000). Posteriormente desde 1965 a 1987, en San Andrés, Pisco se reportó captura de 47,888 tortugas (ARANDA y CHANDLER, 1989). En tiempos más recientes, la captura de tortugas marinas en el área continúa, pero en menor escala, (ALFARO *et al.*, 2007; QUIÑONES *et al.*, 2017), debido en parte a la legislación que regula su captura (MORALES y VARGAS, 1996). Información sobre la ocurrencia de tortugas marinas desde épocas pre colombinas y luego con sus pesquerías como recurso marino (1960's – 1980's), pone en evidencia que la zona de Pisco - San Andrés es de particular interés para la presencia de tortugas marinas (FRAZIER & BONAVIA, 2000; FRAZIER, 1979; HAYS-BROWN & BROWN 1982; QUIÑONES *et al.*, 2010).

## 1. INTRODUCTION

In recent years, the leatherback *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) population has declined dramatically (SPOTILA *et al.*, 2000; WALLACE *et al.*, 2013). This has been severe on nesting beaches in Costa Rica and Mexico (SANTIDRIAN-TOMILLO *et al.*, 2007; SARTI-MARTINEZ *et al.*, 2007). In the 1980s, there were 35,356 mean nests per year on their main nesting beaches throughout the eastern Pacific (Mexico, Costa Rica, and Nicaragua), which decreased to 926 mean nests per year in 2010, representing a drop of 97.5% (WALLACE *et al.*, 2013).

State-of-the-art information shows that the population will be extinct in less than 60 years if the conditions are maintained (LAÚD OPO, 2020). Available information suggests that high environmental variability resulting from warming such as El Niño (EN) may negatively influence the reproductive success of this species (SABA *et al.*, 2008). During EN years, the sand on nesting beaches becomes warmer and drier, which increases egg and hatchling mortality in the eastern Pacific (SANTIDRIAN-TOMILLO *et al.*, 2012).

Also, there are anthropogenic causes such as fishing in Central and South America (SPOTILA, 2000; KAPLAN, 2005) along their migratory routes. In Peru, bycatch in artisanal fisheries may be an important cause of their declines (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2011), as well as industrial fisheries in oceanic waters off Chile (DONOSO *et al.*, 2010).

In Peru, sea turtles have been part of the diet of coastal populations since pre-Hispanic times. In San Andrés, Paracas, remains of sea turtles (ca. 4000-2000) have been reported (FRAZIER & BONAVIA, 2000). The first reports of turtles caught in fishing gear date back to between 1613 and 1653, when more than 90 turtles were caught with beach seines (FRAZIER & BONAVIA, 2000). Later, from 1965 to 1987, a total of 47,888 turtles were caught in San Andrés, Pisco (ARANDA & CHANDLER, 1989). Recently, the sea turtle catches in the area continue, but on a smaller scale, (ALFARO *et al.*, 2007; QUIÑONES *et al.*, 2017), partly due to the legislation that regulates their catches (MORALES & VARGAS, 1996). Information on the sea turtle occurrence since pre-Columbian times and later with their fisheries as a marine resource (1960s-1980s), shows that Pisco-San Andrés is a particularly interesting area for the presence of sea turtles (FRAZIER & BONAVIA, 2000; FRAZIER, 1979; HAYS-BROWN & BROWN 1982; QUIÑONES *et al.*, 2010).

Durante EN 1987 se capturaron más de 800 toneladas de tortugas marinas, ARANDA y CHANDLER (1989) indicaron que más del 90% corresponderían a *Chelonia mydas agassizii*. En la zona de Pisco existía una pesquería de tortugas, la cual estuvo basada principalmente a la mencionada *Chelonia* (ARANDA y CHANDLER, 1989; VARGAS, 1994), pero también se han reportado capturas incidentales de tortugas laúd, carey y pico de loro (HAYS-BROWN & BROWN, 1982; ARANDA y CHANDLER, 1989; ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007). A lo largo de la costa peruana la tortuga laúd se ha reportado entre 3 a 4 horas mar afuera frente a San Andrés, Pisco (HAYS-BROWN & BROWN, 1982), con registros más frecuentes de diciembre a marzo. Los pescadores locales de San Andrés han reportado su frecuencia durante el verano cuando se acerca a la costa en busca de medusas scyphozoas, para alimentarse de estas (FRAZIER, 1979).

Es por ello que la costa central de Perú se menciona como uno de los lugares con la mayor pesquería mundial de *D. coriacea*, estimándose cerca de 200 individuos capturados anualmente (PRITCHARD, 1971; FRAZIER, 1979). Entre los años 2000 al 2003, se capturaron 133 tortugas laúd en Perú, el 76% (n=101) fueron capturadas por redes cortineras agalleras costeras (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007). Del 2006 al 2015 se capturaron 42 tortugas laúd solo por la flota artesanal de San Andrés, Pisco – Tambo de Mora (DE PAZ *et al.*, 2016). Del 2010 al 2015 se registraron 13 tortugas laúd varadas en la zona Tambo de Mora – San Andrés, Pisco, de las cuales 8 presentaban evidencia de consumo humano (QUIÑONES *et al.*, 2017). Legalmente las capturas de tortugas dorso de cuero están prohibidas en Perú desde 1976 (MORALES y VARGAS, 1996).

La tortuga laúd es uno de los mega vertebrados más grandes en los océanos, a pesar de sus grandes tallas y peso se alimentan de zooplancton gelatinoso durante toda su vida (HAYS *et al.*, 2018; JONES y SEMINOFF, 2013). La mayoría de sus presas pertenecen a medusas de la clase scyphozoa, en el que se incluyen los géneros *Chrysaora*, *Cyanea*, *Pelagia*, entre otros (DEN HARTOG y VAN NIEROP, 1984; DAVENPORT, 1998). Gran parte de la distribución espacial de las tortugas laúd se debe a la ubicación de "hot-spots" de proliferaciones de medusas scyphozoas (HOUGHTON *et al.*, 2006; HEASLIP *et al.*, 2012). En el Perú no se han realizado muchos estudios sobre la presencia de la tortuga laúd y menos sobre su relación con la medusa scyphozoa *Chrysaora plocamia*, una de sus principales presas. Debido a esto presentamos información sobre la ocurrencia de esta especie de tortuga en la zona de Pisco durante El Niño 1987.

During EN 1987, more than 800 tons of sea turtles were caught. ARANDA & CHANDLER (1989) indicated that more than 90% corresponded to *Chelonia mydas agassizii*. There was a turtle fishery in Pisco, which was mainly based on *Chelonia* (ARANDA & CHANDLER, 1989; VARGAS, 1994), but there have also been reports of bycatches of leatherback, hawksbill, and olive ridley sea turtles (HAYS-BROWN & BROWN, 1982; ARANDA & CHANDLER, 1989; ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007). Along the Peruvian coast, the leatherback has been reported between 3 to 4 hours offshore off San Andrés, Pisco (HAYS-BROWN & BROWN, 1982), with more frequent records from December to March. Local fishermen in San Andrés have reported their frequency in the summer when this species approaches the coast in search of Scyphozoan jellyfish to feed on them (FRAZIER, 1979).

Therefore, the Peruvian central coast is considered to be one of the places with the world's largest *D. coriacea* fishery, with an estimated 200 individuals caught annually (PRITCHARD, 1971; FRAZIER, 1979). Between 2000 and 2003, a total of 133 leatherbacks were caught in Peru, 76% (n=101) by coastal curtain nets (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007). From 2006 to 2015, there were 42 leatherbacks caught by the artisanal fleet of San Andrés, Pisco-Tambo de Mora (DE PAZ *et al.*, 2016). From 2010 to 2015, 13 leatherbacks were recorded stranded in Tambo de Mora-San Andrés, Pisco, of which 8 showed evidence of being consumed by humans (QUIÑONES *et al.*, 2017). Legally, in Peru, leatherback catches have been prohibited since 1976 (MORALES & VARGAS, 1996).

Leatherback sea turtles are one of the largest mega vertebrates in the oceans. Despite their large sizes and weight, they feed on gelatinous zooplankton throughout their lives (HAYS *et al.*, 2018; JONES & SEMINOFF, 2013). Most of their prey belong to Scyphozoan jellyfish, which includes the genera *Chrysaora*, *Cyanea*, *Pelagia*, among others (DEN HARTOG & VAN NIEROP, 1984; DAVENPORT, 1998). Much of the spatial distribution of leatherback turtles is due to the location of "hot-spots" of Scyphozoan jellyfish proliferations (HOUGHTON *et al.*, 2006; HEASLIP *et al.*, 2012). In Peru, there have not been many studies on the presence of the leatherback turtle and even less on its relationship with the Scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia*, one of its main prey. Therefore, we provide information on the occurrence of this turtle species in Pisco during El Niño 1987.

Se analizó la relación entre la ocurrencia de esta especie y la abundancia de *C. plocamia* a través de información de capturas incidentales en la zona y análisis de dieta de tortuga laúd y de tortuga verde (*Chelonia mydas agassizii*) en el mismo año y zona geográfica. Usando información de la literatura científica se realiza un análisis comparativo de la estructura de tallas de tortugas laúd en zonas costero-neríticas y en zonas pelágico-oceánicas frente al Perú. Adicionalmente se complementa la información con encuestas estructuradas realizadas a pescadores artesanales que usaron redes de enmalle de deriva durante los años 1970's y 1980's.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### Zona de estudio y pesquería de tortugas

Las capturas se realizaron por la flota tortuguera de la caleta pesquera de San Andrés, Pisco ( $13^{\circ}45'S$ ,  $76^{\circ}13'W$ ), ubicada a 230 km al sur de Lima. En Pisco existía una pesquería artesanal especializada en la extracción de tortugas marinas, la cual operaba principalmente durante verano y otoño, con desembarques y comercio bien estructurado (FRAZIER, 1979; HAYS-BROWN & BROWN, 1982). Las embarcaciones tenían de 4 a 8 m de eslora y empleaban motores de 25 a 40 HP (FRAZIER, 1979; PINEDO, 1988). La flota tortuguera de San Andrés estuvo compuesta por 5 a 7 pequeñas embarcaciones, de entre 2 a 5 toneladas de capacidad de bodega, donde se utilizaban de 5 a 7 paños de redes cortineras agalleras de 100 metros de largo por embarcación. El tamaño de malla era de 50 a 65 cm, las redes estaban diseñadas exclusivamente para capturar tortugas. Sin embargo, durante EN 1987 la flota aumentó en más de 200%, debido a la mayor ocurrencia de tortugas (Zeballos com. pers.).

La pesca se desarrolló principalmente en zonas costeras ( $< 5$  mn) ubicadas entre Cerro Azul ( $13^{\circ}01'S$ ,  $76^{\circ}28'W$ ) y Paracas ( $13^{\circ}51'S$ ,  $76^{\circ}15'W$ ), con áreas de mayor concentración en los alrededores de Tambo de Mora ( $13^{\circ}28'S$ ,  $76^{\circ}11'W$ ). El muestreo se realizó de marzo a septiembre de 1987, durante la presencia de El Niño (EN) 1987.

### Biometría de tortugas laúd

La evaluación se realizó con registros diarios de tortugas en el muelle, visitas a los corrales donde se almacenaban las tortugas antes del sacrificio y a los botaderos, donde descartan los caparazones, en las afueras de Pisco-San Andrés. Se realizaron mediciones del largo curvo de caparazón (LCC) y ancho curvo del caparazón (ACC), medidas al mm inferior. Las tortugas  $< 123$  cm LCC son consideradas juveniles;  $> 123$  y  $< 144,4$  cm LCC subadultas y  $> 144,4$  cm LCC adultas, esta información proviene de hembras anidantes en

We analyzed the relationship between the occurrence of this species and the abundance of *C. plocamia* through bycatch information in the area and dietary analysis of leatherbacks and green sea turtles (*Chelonia mydas agassizii*) in the same year and geographic area. A comparative analysis of the size structure of leatherbacks in coastal-neritic and pelagic-oceanic zones off Peru is carried out using information from the scientific literature. Furthermore, the information is complemented with structured surveys carried out with artisanal fishermen who used drift gillnets during the 1970s and 1980s.

## 2. MATERIAL AND METHODS

### Study area and turtle fishery

The catches were made by the turtle fleet of the San Andrés fishing cove, Pisco ( $13^{\circ}45'S$ ,  $76^{\circ}13'W$ ), which is located 230 km south of Lima. There was an artisanal fishery specialized in the extraction of sea turtles in Pisco, which operated mainly during the summer and autumn, with landings and well-structured trade (FRAZIER, 1979; HAYS-BROWN & BROWN, 1982). The vessels were 4 to 8 m long and used 25-40 HP engines (FRAZIER, 1979; PINEDO, 1988). The San Andrés turtle fleet was formed by 5 to 7 small boats, of between 2 to 5 tons of hold capacity, where 5 to 7, 100-meter-long, curtain nets were used per boat. The mesh size was 50 to 65 cm, and the nets were designed exclusively to catch turtles. Nevertheless, in 1987, the fleet increased by more than 200%, given the increased occurrence of turtles (Zeballos pers. comm.).

Fishing took place mainly in coastal areas ( $< 5$  nm) located between Cerro Azul ( $13^{\circ}01'S$ ,  $76^{\circ}28'W$ ) and Paracas ( $13^{\circ}51'S$ ,  $76^{\circ}15'W$ ) and the areas of greatest concentration were found around Tambo de Mora ( $13^{\circ}28'S$ ,  $76^{\circ}11'W$ ). Sampling was conducted from March to September 1987, during El Niño (EN) 1987.

### Leatherback sea turtle biometry

The evaluation was carried out with daily records of turtles at the dock, visits to the pens, where the turtles were stored before slaughter, and to the dumps, where the shells are discarded, on the outskirts of Pisco-San Andrés. We measured to the lower mm, curved carapace length (CCL) and curved carapace width (CCW). Turtles  $< 123$  cm CCL are considered juveniles; sub-adults range from  $> 123$  and  $< 144.4$  cm CCL, and adults from  $> 144.4$  cm CCL. This data comes from nesting

el Parque Nacional Marino Las Baulas (PNMLB) en el Pacífico de Costa Rica (REINA *et al.*, 2002).

Adicionalmente, se usó información bibliográfica para realizar un análisis comparativo de la estructura de tallas de ejemplares de laúd en zonas costero-neríticas y su comparación con zonas pelágico-oceánicas frente al Perú, para esto se trabajó con información del EN 1987 y del periodo comprendido entre 2007-2018, tanto de la zona de Pisco-San Andrés como de otras áreas costeras del Perú.

En el presente estudio se probará la hipótesis de que las mayores biomassas de la medusa scyphozoa *C. plocamia* podría influenciar la mayor presencia de la tortuga laúd (*D. coriacea*) en zonas costeras, ya que este tipo de medusas constituye una de sus presas principales.

#### **Determinación de biomasa de medusas Scyphozoas**

Se realizaron dos tipos de análisis para determinar la relación entre la tortuga laúd y la medusa Scyphozoa. Un análisis mensual de la presencia de esta medusa en el mismo espacio-tiempo durante EN 1987 y otro de la biomasa anual de la medusa durante El Niño 1987 y su comparación con otros años.

1. Determinación de la abundancia mensual de *C. plocamia*. Para este análisis se utilizó como proxy la presencia de estas medusas en 194 contenidos estomacales de la tortuga verde (*Chelonia mydas agassizii*). Hay que recalcar que la data de capturas de ambas tortugas y de la tortuga laúd se realizaron en el mismo espacio y tiempo, porque es la misma pesquería artesanal del puerto de San Andrés.

La presencia de esta medusa fue representada por el porcentaje en peso mensualizado (HYSLOP, 1980) y la frecuencia de ocurrencia cuando el consumo de esta medusa fue más del 75% del contenido total de cada estómago analizado, adaptación de ROSECCHI & NOUAZE (1987). El cálculo se realizó de la siguiente manera:

$$\%WW = \frac{\text{Peso húmedo } C. plocamia \text{ en estómago Xi}}{\text{Peso total de todas las presas en estómago Xi}} * 100$$

$$\%FO (> 75\%) = \frac{\text{Nº muestras donde } C. plocamia > 75\% WW}{\text{Nº muestras totales}} * 100$$

$$\%WW = \frac{\text{Wet weight } C. plocamia \text{ in stomach Xi}}{\text{Total weight of all prey in the stomach Xi}} * 100$$

$$\%FO (> 75\%) = \frac{\text{Nº samples where } C. plocamia > 75\% WW}{\text{Nº of total samples}} * 100$$

144

females in Las Baulas National Marine Park of Costa Rica (REINA *et al.*, 2002).

We also used bibliographic information to carry out a comparative analysis of the size structure of leatherback specimens in coastal-neritic areas and their comparison with pelagic-oceanic zones off Peru. To this end, data from the EN 1987 and the 2007-2018 period were used, both from Pisco-San Andrés and other Peruvian coastal areas.

This study will test the hypothesis that higher biomasses of *C. plocamia* could influence the increased presence of leatherback sea turtles (*D. coriacea*) in coastal areas since this type of jellyfish constitutes one of their main prey.

#### **Biomass determination of Scyphozoan jellyfishes**

Two types of analysis were carried out to determine the relationship between leatherback sea turtles and the Scyphozoan jellyfish. We conducted a monthly analysis of the presence of this jellyfish in the same space-time during EN 1987 and another of the annual biomass of the jellyfish during El Niño 1987 and its comparison with other years.

1. Determination of the monthly abundance of *C. plocamia*. The presence of these jellyfish in 194 stomach contents of the green sea turtle (*Chelonia mydas agassizii*) was used as a proxy for this analysis. It is noteworthy that the catch data for both, leatherback and green sea turtles, were taken at the same time and place because it is the same artisanal fishery located in the port of San Andrés.

The presence of this jellyfish was represented by the percentage in monthly weight (HYSLOP, 1980) and the frequency of occurrence when the intake of this jellyfish was more than 75% of the total content of each stomach analyzed (adapted from ROSECCHI & NOUAZE (1987)). The calculation was made as follows:

2. Determinación anual de la biomasa de medusas en el periodo EN 1987 y su comparación con abundancia de medusas de una serie de tiempo de más de cuatro décadas. Se usaron las capturas incidentales de medusas tanto en embarcaciones de cerco (n=20) como de arrastre (n=70) que pescaban con fines científicos a la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*). Los cruceros fueron realizados de dos a tres veces por año, principalmente durante primavera y verano, desde el límite norte con Ecuador (03°23'S, 80°18'W), hasta el límite sur con Chile (18°20', 70°22'W), y desde la línea costera hasta 120 millas náuticas (mn) mar adentro.

Solo los cruceros conducidos entre septiembre y mayo fueron usados para construir la serie de tiempo, debido a que la ocurrencia de medusas empieza en la primavera austral y se observan hasta finales de otoño (QUIÑONES, 2008).

La biomasa de medusas fue estandarizada al volumen filtrado por red (kg/1000 m<sup>3</sup>). El volumen filtrado (m<sup>3</sup>) fue estimado separadamente para los arrastres pelágicos y para las redes de cerco. Ambos tipos de redes trabajaron en los 100 primeros metros de la columna de agua durante el día y la noche. Un total de 12.091 operaciones de pesca fueron analizadas, resultando en promedio 295 operaciones de pesca por año. Todas las capturas de medusas fueron analizadas a bordo y aquellas menores a un kg fueron consideradas negativas (ausencia de medusas).

Para los arrastres con redes pelágicas, el área media de la boca de la red (m<sup>2</sup>) se estimó usando la ecuación (1), fue multiplicada por la distancia recorrida en metros (m). Los arrastres pelágicos variaron desde 12 hasta 20 m de abertura de red horizontal y desde 9 hasta 15 m de abertura vertical. La distancia de arrastre fue estimada usando las coordenadas de la posición inicial y final.

2. Annual determination of jellyfish biomass during EN 1987 and its comparison with jellyfish abundance of a time series of more than four decades. We used data on bycatches of jellyfish from both purse seiners (n=20) and trawlers (n=70) that fished anchoveta (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) for scientific purposes. The cruises were conducted two to three times per year, mainly in spring and summer, from the northern border with Ecuador (03°23'S, 80°18'W), to the southern border with Chile (18°20', 70°22'W), and from the coastline to 120 nautical miles (nm) offshore.

Only cruises conducted between September and May were used to construct the time series since jellyfish occurrence starts in the austral spring and is observed until late autumn (QUIÑONES, 2008).

Jellyfish biomass was standardized to the volume filtered per net (kg/1000 m<sup>3</sup>). The filtered volume (m<sup>3</sup>) was estimated separately for pelagic trawls and purse seines. Both types of nets worked in the first 100 meters of the water column during the day and night. A total of 12,091 fishing operations were analyzed, resulting in a mean of 295 fishing operations per year. All jellyfish catches were analyzed onboard and those smaller than one kg were considered negative (absence of jellyfish).

For pelagic trawls, the mean net mouth area (m<sup>2</sup>) was estimated using equation (1), multiplied by the distance traveled in meters (m). Pelagic trawls ranged from 12 to 20 m horizontal net opening and 9 to 15 m vertical opening. The trawl distance was estimated using the coordinates of the start and end positions.

$$\begin{aligned} \text{Area boca red (m}^2\text{)} &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{altura red}\right) \times \text{area ancho boca red (m}^2\text{)} \\ &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{altura de la red}\right) \times \text{ancho de la red (1)} \end{aligned}$$

$$\text{Volumen filtrado} = \text{area de la boca de red} \times \text{distancia recorrida}$$

$$\begin{aligned} \text{Net mouth area (m}^2\text{)} &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{net height}\right) \times \text{net mouth width area (m}^2\text{)} \\ &= \left(\frac{\pi}{4} \times \text{net height}\right) \times \text{net width (1)} \end{aligned}$$

$$\text{Filtered volume} = \text{net mouth area} \times \text{traveled distance}$$

Para el aparejo de cerco, se estimó el volumen filtrado asumiendo que la red es un cilindro, tal como se presenta en la ecuación (2), el radio de la red fue obtenido del perímetro de la red (m) tal como se aprecia en la ecuación (3). Los rangos del perímetro de la red de cerco variaron entre 570 hasta 700 m de largo y de 84 hasta 100 m de altura.

$$\text{Volumen (m}^3\text{)} = (\pi \times r^3) \times \text{altura de la red (2)}$$

$$r = \left( \frac{\text{perímetro de la red}}{2} \right) \div \pi \quad (3)$$

Se registró el peso de las medusas por volumen de agua filtrada por el aparejo bolichero en la flota pesquera (kg medusas/1000m<sup>3</sup>), para lo cual se usó la siguiente fórmula: radio = perímetro del boliche /  $2\pi$ ; Volumen filtrado red bolichera =  $\pi * r^2 * \text{alto}$  del boliche

### Encuestas estructuradas

En las caletas pesqueras de Pisco - San Andrés, Tambo de Mora y Cerro Azul, entre febrero y abril 2012, se realizaron 43 encuestas estructuradas de corte cualitativo a pescadores artesanales que usaban redes de enmallaje de deriva, por ser el que más interactúa con la tortuga laúd. Se les enseñó fotos de las principales especies de tortugas y medusas existentes en la zona para tener mayor certeza en sus respuestas. Para comprobar la hipótesis de investigación que la presencia de tortugas laúd en zonas costeras estaría influenciada por presencia de la medusa *C. plocamia*, realizamos las siguientes preguntas:

1.- Has capturado o visto tortugas laúd en el pasado? ¿actualmente has visto? si no ¿cuándo fue la última vez que las viste? ¿en qué años era más abundante?

2.- En que aparejo se amallaban las tortugas laúd? ¿En cuántos viajes de pesca podía caer uno o varios ejemplares de esta especie? ¿Con que frecuencia caían y cuál era la época de mayor abundancia en el pasado y actualmente?

3.- Cuales eran las zonas de pesca de tortuga laúd? ¿Compartían zonas con las medusas? ¿Vieron de qué se estaba alimentando la tortuga laúd? (se les enseñaba una foto a colores de la tortuga laúd y de la medusa).

### Análisis de la información

Para comparar la asociación entre ocurrencia de tortugas laúd en zonas costeras y mayor abundancia de la medusa scyphozoa *C. plocamia*, se utilizaron correlaciones con pruebas no paramétricas como

For the purse seine, we estimated the filtered volume assuming that the net is a cylinder, as presented in equation (2), the net radius was obtained from the net perimeter (m) as shown in equation (3). The ranges of the net perimeter were from 570 to 700 m in length and from 84 to 100 m in height.

$$\text{Filtered volume (m}^3\text{)} = (\pi \times r^3) \times \text{net height (2)}$$

$$r = \left( \frac{\text{net perimeter}}{2} \right) \div \pi \quad (3)$$

We recorded the jellyfish weight per volume of water filtered by the beach seine in the fishing fleet (kg jellyfish/1000m<sup>3</sup>), radius = perimeter of the beach seine /  $2\pi$ ; Filtered volume of the beach seine =  $\pi * r^2 * \text{height of the beach seine}$

### Structured surveys

Between February and April 2012, we conducted 43 structured qualitative surveys, in the fishing coves of Pisco - San Andrés, Tambo de Mora, and Cerro Azul, among artisanal fishermen using drift gillnets, as they interact the most with leatherback sea turtles. They were shown photos of the main turtle and jellyfish species in the area to have more certainty in their answers. To test the research hypothesis that the presence of leatherbacks in coastal areas would be influenced by the presence of *C. plocamia*, we asked the following questions:

1.- Have you caught or seen leatherback turtles in the past? have you currently seen them? if not, when was the last time you saw them? in what years were the most abundant?

2.- What gear was used to catch leatherback turtles? How many fishing trips could one or more leatherback turtles be caught? How often did they occur and what was the time of greatest abundance in the past and at present?

3.- What were the fishing grounds for leatherback turtles? Did they share fishing grounds with jellyfish? Did you see what the leatherback was feeding on? (They were shown a color photo of the leatherback turtle and the jellyfish).

### Information analysis

We used non-parametric correlations such as Spearman's test (SPEARMAN, 1961), to compare the association between the occurrence of leatherbacks in coastal areas and a higher abundance of

la de Spearman (SPEARMAN, 1961), debido a que las variables no presentaban una distribución normal. Estas correlaciones se realizaron con datos mensuales del número de ejemplares capturados de tortuga laúd y de abundancias de *C. plocamia* en los mismos meses y en la misma zona geográfica. También se realizó la comparación de abundancias anuales de *C. plocamia* durante EN 1987 y de los otros años. Se compararon las medias de la estructura de tallas de poblaciones de laúd en zonas costero-neríticas ( $>30$  mn) y de zonas oceánicas ( $>300$  mn).

Se analizaron las encuestas cualitativas estructuradas para corroborar la relación entre la tortuga laúd y la medusa *Scyphozoa* en zonas costeras, priorizándose la información de pescadores de la tercera edad que estuvieron activos en las décadas de 1970's y 1980's. Finalmente se analizaron contenidos estomacales de tortuga laúd en cuatro necropsias realizadas para comprobar cuál la especie presa era dominante.

### 3. RESULTADOS

Durante 1987, de febrero a agosto, se registraron 34 tortugas laúd capturadas en Pisco - San Andrés. El tamaño promedio de los individuos fue  $117,3 \pm 10,2$  cm (rango: 100 - 140 cm, n=22). El 77,3% de los individuos fueron juveniles y 22,7% fueron subadultos. El tamaño promedio de juveniles fue de  $113 \pm 6,8$  cm (rango: 99-120 cm LCC, n=17), el tamaño promedio de subadultos fue de  $131,6 \pm 5,5$  cm (rango: 127-140 cm LCC, n=5). La estructura de talla total en zonas costeras usando información de 1987, e información del 2007-2018, dio como promedio  $117,2 \pm 12,6$  (rango: 80-140 cm LCC, n=47) (Fig. 1).

the Scyphozoan jellyfish *C. plocamia* since the variables did not have a normal distribution. These correlations were made with monthly data on the number of caught leatherback and abundances of *C. plocamia* in the same months and the same geographic area. Also, a comparison of annual abundances of *C. plocamia* during EN 1987 and the other years was carried out. The mean size structure of leatherback populations in coastal-neritic ( $>30$  nm) and oceanic areas ( $>300$  nm) were compared.

Structured qualitative surveys were analyzed to corroborate the relationship between leatherback sea turtles and Scyphozoan jellyfish in coastal areas, with priority given to information from elderly fishermen who were active in the 1970s and 1980s. Finally, leatherback stomach contents from four necropsies were analyzed to verify which prey species was dominant.

### 3. RESULTS

From February to August 1987, a total of 34 leatherback sea turtles were caught in Pisco - San Andrés. The mean size of the individuals was  $117.3 \pm 10.2$  cm (range: 100 - 140 cm, n=22). Of the individuals, 77.3% were juveniles and 22.7% were subadults. The mean size of juveniles was  $113 \pm 6.8$  cm (range: 99-120 cm CCL, n=17), the mean size of sub-adults was  $131.6 \pm 5.5$  cm (range: 127-140 cm CCL, n=5). The total length structure in coastal areas, based on 1987 data and 2007-2018 data, gave a mean of  $117.2 \pm 12.6$  (range: 80-140 cm CCL, n=47) (Fig. 1).

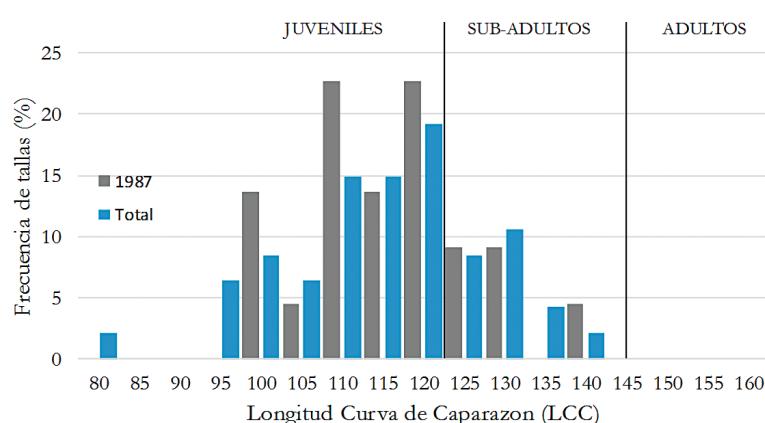


Figura 1.- Estructura de tallas de tortuga laúd en Pisco durante El Niño 1987 (n=22), y estructura de tallas total (n=47) de *D. coriacea* en diversas zonas costeras de Perú

Figure 1. Size structure of leatherbacks in Pisco during El Niño 1987 (n=22), and total size structure (n=47) of *D. coriacea* in different Peruvian coastal areas

Al comparar las capturas de tortuga laud y la ocurrencia de la medusa Scyphozoa *C. plocamia* en la misma escala espacio - temporal, se demostró que existe correlación significativa con el porcentaje en peso mensual de esta medusa encontrada en estómagos de tortuga negra (Rho Spearman = 0,883 al 0,01% de significancia) (Tabla 1). Así mismo, existe correlación positiva de las capturas de laud con frecuencia de ocurrencia de esta medusa (>75%) en estómagos de tortuga verde (%FO >75%), sin embargo, no llega a ser significativa (Rho Spearman = 0,636) (Fig 2).

When comparing leatherback catches and the occurrence of the Scyphozoan jellyfish *C. plocamia* on the same spatial-temporal scale, it was shown that there is a significant correlation with the monthly weight percentage of this jellyfish found in *D. coriacea* stomachs (Rho Spearman = 0.883 at 0.01% significance) (Table 1). Likewise, there is a positive correlation of leatherback catches with the frequency of occurrence of this jellyfish (>75%) in green sea turtle stomachs (%FO >75%), but it is not significant (Rho Spearman = 0.636) (Fig 2).

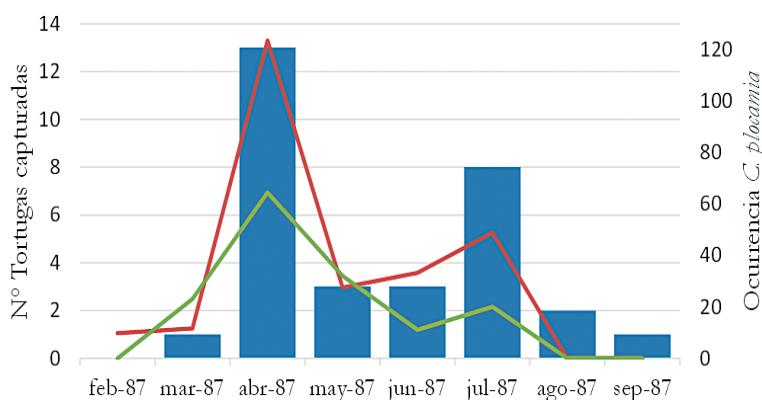


Figura 2.- Capturas de tortuga laud (*Dermochelys coriacea*) expresadas en histogramas azules vs ocurrencia de medusa Scyphozoa *Chrysaora plocamia*, representado su porcentaje en peso húmedo (%WW) (línea roja) y en frecuencia de ocurrencia (%FO>75%) (línea verde) en los contenidos estomacales de *Chelonia mydas agassizii* en la misma escala espacio-temporal. EN 1987

Figure 2. Leatherback (*Dermochelys coriacea*) catches expressed in blue histograms vs. occurrence of Scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia*, represented in percentage wet weight (%WW) (red line) and frequency of occurrence (%FO>75%) (green line) in the stomach contents of *Chelonia mydas agassizii* at the same spatio-temporal scale. EN 1987

Tabla 1.- Porcentaje medio en peso húmedo de la muestra (%WW) y frecuencia de ocurrencia (%FO) de la medusa *C. plocamia* identificada en estómagos de *Chelonia mydas agassizii*. San Andrés-Pisco. El Niño 1987

Table 1. Mean percentage in wet weight of the sample (%WW) and frequency of occurrence (%FO) of the jellyfish *C. plocamia* identified in stomachs of *Chelonia mydas agassizii*. San Andrés-Pisco. El Niño 1987

Abundancia / Abundance <i>C. plocamia</i>	Frecuencia de ocurrencia					
	% WW			Frequency of occurrence (%FO)		
	Media	SD	% total	<5%	>50%	>75%
Febrero / February	9,8	15,8	66,7	33,3	0	0
Marzo / March	11,6	25,2	54,2	47,9	61,5	23,1
Abril / April	123,5	275,7	56,3	45,0	77,8	64,4
Mayo / May	27,5	51,3	58,1	41,9	52,0	32,0
Junio / June	33,2	34,9	81,8	18,2	44,4	11,1
Julio / July	48,9	65,9	71,4	28,6	60,0	20,0
Agosto / August	0	0	0	0	0	0

La abundancia de la medusa *Scyphozoa Chrysaora plocamia* durante EN 1987 alcanzó valores de 12,4 kg medusa/1000 m<sup>3</sup>, la más alta en una serie de tiempo de más de cuatro décadas; estas abundancias se dan principalmente en verano y otoño (QUIÑONES *et al.*, 2015). Con respecto a la abundancia promedio por área isoparalitoral, es también en el año 1987 cuando se registraron los valores más altos (4,4 ±4 kg medusa/1000 m<sup>3</sup>).

**Encuestas cualitativas.-** La edad promedio de los pescadores rederos artesanales fue de 55 ±12 años. Más del 50% de los encuestados afirman que la tortuga laúd en la zona era mucho más abundante en los años 1970's y 1980's y que a partir de los años 90's se notó fuerte disminución en sus ocurrencias en la zona. Los pescadores mayores (> 70 años) manifestaron que en los años 1970's y 1980's se capturaban en promedio 15,9 ±13,4 (rango 2 - 40, n=17) tortugas laúd/bote/mes. Sin embargo, en los años 1990's y 2000's las capturas fueron 55 veces menos, con promedio de 0,29 ±0,5 (rango: 0 - 1,5, n=21).

La flota de pescadores artesanales de Pisco – San Andrés que usan redes de enmalle está constituida por 6 embarcaciones, lo que nos da una extracción teórica para la temporada de verano y otoño (6 meses) de 572,4 laudes en 1987; sin embargo, en ese año las capturas aumentaron en 200% por el aumento de la flota (Zeballos com. pers.), en un año con el tamaño normal de la flota la extracción estaría alrededor de 286,2 laudes por temporada.

Con respecto a las principales zonas de pesca de tortuga laúd durante los años 1980's, la más frecuente era una zona continua costera (~40 km) entre 6 y 20 m de profundidad, ubicada entre la playa Caucato (13°38'S, 76°12'W) ubicada al norte de la desembocadura del río Pisco hasta el norte de la playa Jahuay (13°19'S, 76°14'W) cerca al límite de los departamentos de Ica y Lima. Otra zona donde se capturaba esta tortuga era en la franja costera (~20 km) entre la bajada de Cañete (13°10'S, 76°22'W) y Cerro Azul (13°01'S, 76°29'W).

El 40% de los pescadores entrevistados afirmaron que la tortuga laúd se alimenta de *Chrysaora plocamia*, incluso tres pescadores manifestaron que para capturar la tortuga laúd primero buscaban fuertes agregaciones de esta medusa, al mismo tiempo un pescador se ponía en la proa de la embarcación con un arpón, y al encontrarlas alimentándose las cazaban.

Con respecto a cuatro necropsias realizadas en ejemplares frescos de esta tortuga (1987, 2012, 2014 y 2019) se determinó, en el contenido estomacal

During EN 1987, the abundance of the Scyphozoan jellyfish *Chrysaora plocamia* reached values of 12.4 kg jellyfish/1000 m<sup>3</sup>, which is the highest in a time series of more than four decades. These abundances occur mainly in summer and autumn (QUIÑONES *et al.*, 2015). Regarding the mean abundance per isoparalittoral area, the highest values were also recorded in 1987 (4.4 ±4 kg jellyfish /1000 m<sup>3</sup>).

**Qualitative surveys.-** The mean age of the artisanal fishermen was 55 ±12 years. More than 50% of the participants stated that in the 1970s and 1980s, leatherback turtles were much more abundant in the area. Since the 1990s, there has been a noticeable decrease in the occurrence of these turtles in the area. Older fishermen (> 70 years old) stated that in the 1970s and 1980s they caught a mean of 15.9 ±13.4 (range 2 - 40, n=17) leatherback/boat/month. However, in the 1990s and 2000s, catches were 55 times less, with a mean of 0.29 ±0.5 (range: 0 - 1.5, n=21).

The artisanal gillnetter fleet of Pisco - San Andrés is formed by 6 vessels, which gives us a theoretical extraction, for summer and autumn (6 months), of 572.4 leatherbacks in 1987. Nevertheless, in that year the catches increased by 200% given the increase of the fleet (Zeballos pers. comm.). In a year with the normal size of the fleet, the extraction would be around 286.2 leatherbacks per season.

Regarding the main leatherback fishing grounds during the 1980s, the most frequent was a continuous coastal zone (~40 km) with a depth between 6 and 20 m. This area is located between Caucato beach (13°38'S, 76°12'W), located north of the mouth of the Pisco River, to the north of Jahuay beach (13°19'S, 76°14'W) near the border of the Ica and Lima Regions. Another area where this turtle was caught was in the coastal strip (~20 km) between Bajada de Cañete (13°10'S, 76°22'W) and Cerro Azul (13°01'S, 76°29'W).

40% of the fishermen interviewed stated that the leatherback feeds on *Chrysaora plocamia*, and three fishermen even reported that to catch leatherback turtles they would first look for strong aggregations of this jellyfish, at the same time a fisherman would stand on the bow of the boat with a harpoon, and when they found them feeding, they would hunt them down.

After four necropsies performed on fresh specimens (1987, 2012, 2014, and 2019), we determined, in the stomach contents and all cases, that the Scyphozoan

y en todos los casos, que la medusa Scyphozoa *C. plocamia* constituía más del 95% de la Frecuencia de Ocurrencia (>95% FO); también se encontró líquido viscoso con importantes cantidades del anfípodo hyperido *Hyperia curticephala*, especie asociada a *C. plocamia* por el fuerte micro-comensalismo que ejerce en la mencionada medusa (RIASCOS *et al.*, 2015).

#### 4. DISCUSIÓN

La gran mayoría de los ejemplares de tortuga laúd registrados en la zona de Pisco - San Andrés fueron juveniles (77,3%) o subadultos (22,7%) y no se registró ningún adulto (promedio 117,3 cm LCC, n=22), considerando las tallas de la población de hembras anidantes en Costa Rica en el Parque Nacional Marino Las Baulas - PNMLB (REINA *et al.*, 2002). Información similar, con un fuerte componente de juveniles, con talla media de 104,8 cm LCC, n=10, se registró en la misma zona geográfica de Pisco para el periodo comprendido entre 1999 y el 2005 (DE PAZ *et al.*, 2006). Así mismo, en años más recientes (2010 – 2014) en la misma localidad, se registraron tallas similares (promedio 113,1 cm LCC, n=13), con 70% de juveniles, 30% de subadultos y ningún adulto, información proveniente de descampados, basurales y varamientos en Pisco (QUIÑONES *et al.*, 2017). En áreas costeras frente a Pto. Salaverry ( $08^{\circ}13'S$ ) y en zonas costeras y ligeramente oceánicas frente a Morro Sama ( $17^{\circ}59'S$ ) también se registró una población juvenil de tortugas laúd (promedio 113 cm LCC, n=6) (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007).

La incidencia de tortuga laúd en Perú está representada en su gran mayoría por individuos juveniles y en menor medida por subadultos, los cuales se distribuyen principalmente dentro de la plataforma continental, a menos de 30 mn de distancia a la costa (DC) y en Pisco/Tambo de Mora a menos de 10 mn de DC. La distribución oceánica de tortuga laúd frente a Perú se ha registrado entre ~300 y ~1500 mn de DC, información satelital obtenida de 46 ejemplares de tortuga laúd adulta (promedio 145,5 cm LCC) marcada en el PNMLB en Costa Rica (SHILLINGER *et al.*, 2011; BAILEY *et al.*, 2012).

La estructura total de tallas de laudes en zonas costeras del Perú (> 30 mn DC) tiene como promedio  $117,2 \pm 12,6$  (rango: 80 - 140 cm LCC, n=47). SHILLINGER *et al.* (2010) indican que en zonas oceánicas frente a Perú (300 - 1500 mn DC) el promedio fue de  $145,5 \pm 7,0$  (rango: 126,9 - 165,6 cm LCC, n=49) basándose en información de hembras marcadas en el PNMLB en Costa Rica.

jellyfish *C. plocamia* accounted for more than 95% of the Frequency of Occurrence (>95% FO). Also, we found viscous liquid with significant quantities of the hyperid amphipod *Hyperia curticephala*, a species associated with *C. plocamia* due to the strong microbial commensalism it exerts on the jellyfish (RIASCOS *et al.*, 2015).

#### 4. DISCUSSION

The vast majority of leatherbacks recorded in Pisco - San Andrés were juveniles (77.3%) or subadults (22.7%) and no adults were recorded (mean 117.3 cm CCL, n=22), according to the population sizes of nesting females in Las Baulas National Marine Park of Costa Rica (REINA *et al.*, 2002). We recorded similar information, with a strong component of juveniles, with a mean size of 104.8 cm CCL, n=10, in the same geographical area of Pisco between 1999 and 2005 (DE PAZ *et al.*, 2006). Likewise, between 2010-2014, in the same locality, similar sizes were recorded (mean of 113.1 cm CCL, n=13), with 70% juveniles, 30% sub-adults, and none adults. This information was taken from open fields, dumps, and strandings in Pisco (QUIÑONES *et al.*, 2017). We also recorded juvenile leatherbacks (mean 113 cm CCL, n=6) in coastal areas off Salaverry ( $08^{\circ}13'S$ ) and coastal and slightly oceanic areas off Morro Sama ( $17^{\circ}59'S$ ) (ALFARO-SHIGUETO *et al.*, 2007).

In Peru, the occurrence of leatherback turtles is represented mostly by juveniles and to a lesser extent by sub-adults, which are distributed mainly within the shelf break, less than 30 nm offshore, and in Pisco/Tambo de Mora, less than 10 nm offshore. Off Peru, the oceanic distribution of leatherbacks has been recorded between ~300 and ~1500 nm offshore, according to satellite data obtained from 46 adult leatherback turtles (mean of 145.5 cm CCL) which were tagged in Las Baulas National Marine Park of Costa Rica (SHILLINGER *et al.*, 2011; BAILEY *et al.*, 2012).

In the Peruvian coastal areas (> 30 nm offshore), the total size structure of leatherbacks averaged  $117.2 \pm 12.6$  (range: 80 - 140 cm CCL, n=47). SHILLINGER *et al.* (2010) indicate that in oceanic areas off Peru (300 - 1500 nm offshore), the mean was  $145.5 \pm 7.0$  (range: 126.9 - 165.6 cm CCL, n=49) based on information from females tagged in Las Baulas National Marine Park of Costa Rica.

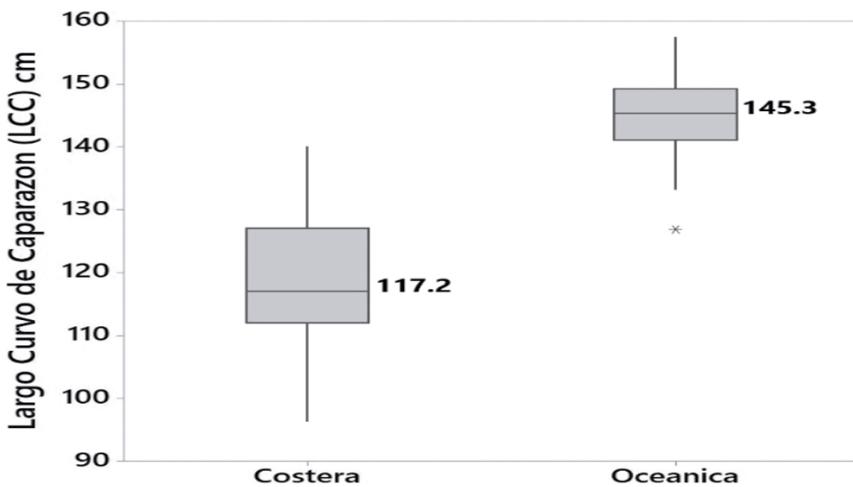


Figura 3.- Comparación de tallas de tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*) en zonas costeras (<30 mn DC) con Largo Curvo de Caparazón (LCC) promedio de 117,2 cm (n=47), versus población oceánica (300 -1500 mn DC) con LCC promedio de 145,3 cm frente a Perú y Chile (n=49)

Figure 3. Size comparison of leatherback (*Dermochelys coriacea*) in coastal areas (<30 nm offshore) with mean Curved Carapace Length (CCL) of 117.2 cm (n=47), versus oceanic population (300 -1500 nm offshore) with mean CCL of 145.3 cm, off Peru and Chile (n=49)

La información presentada por SHILLINGER *et al* (2010) podría considerarse sesgada al considerar adultos marcados en el PNMLB. Sin embargo, DONOSO *et al.* (2010) registraron capturas incidentales de tortugas laúd en pesquerías de palangre industrial en áreas oceánicas (430 - 950 nm DC) frente a la costa central de Chile y la talla media de 73 ejemplares de tortuga laúd fue mayoritariamente adulta con media de 142 cm LCC (rango: 80 - 200 cm LCC), lo que indicaría que también había un cierto porcentaje de subadultos.

Existieron diferencias significativas al 95% de grado de confianza (Prueba T,  $T=-13,6$ ,  $p< 0,05$ ) entre la estructura poblacional costera (media 117,2 cm LCC) y oceánica (145,3 cm LCC) (Fig. 3). Sin embargo, no se puede descartar que en zonas oceánicas también haya presencia de algunos individuos subadultos o juveniles. ECKERT (2002) menciona que las tortugas laúd juveniles <100 cm LCC se encuentran en aguas con temperatura superficial >26 °C, lo cual es descartado en este trabajo donde la mayoría de los individuos registrados fueron juveniles y subadultos y en aguas más frías de la corriente de Humboldt, generalmente <21 °C.

La disponibilidad alimenticia, representada por abundancias de medusas scyphozoas juega un papel importante en la dieta de la tortuga laúd (JAMES & HERMAN, 2001; HOUGHTON *et al.*, 2006; WITT *et al.*, 2007). Los animales de grandes tallas pueden sobrevivir mejor con alimentos de baja calidad con respecto a los animales pequeños, porque el gran tamaño ayuda a alcanzar más fácilmente sus requerimientos

However, the information provided by SHILLINGER *et al* (2010) could be biased when considering adults tagged in Las Baulas National Marine Park. Nevertheless, DONOSO *et al.* (2010) recorded leatherback bycatches in industrial longline fisheries in oceanic areas (430 - 950 nm offshore) off the Chilean central coast and 73 leatherbacks were mostly adults with a mean size of 142 cm CCL (range: 80 - 200 cm CCL), which would indicate that there was also a certain percentage of subadults.

There were significant differences at 95% confidence level (T-test,  $T=-13.6$ ,  $p< 0.05$ ) between the coastal (mean of 117.2 cm CCL) and oceanic (145.3 cm CCL) population structure (Fig. 3). Nonetheless, it cannot be ruled out that some sub-adults or juveniles may also be present in oceanic areas. ECKERT (2002) indicates that juvenile leatherbacks <100 cm CCL are found in waters with surface temperature >26 °C, which is ruled out in this work where most of the individuals recorded were juveniles and sub-adults, in colder waters of the Humboldt Current, generally <21 °C.

Food availability, such as the abundance of Scyphozoan jellyfish, plays an important role in leatherback sea turtle diets (JAMES & HERMAN, 2001; HOUGHTON *et al.*, 2006; WITT *et al.*, 2007). Large animals can survive better on lower quality food than smaller animals because the large size helps them to more easily meet their metabolic requirements (NAGY *et al.*, 1999; DOYLE *et al.*, 2007).

metabólicos (NAGY *et al.*, 1999; DOYLE *et al.*, 2007). Es por esto que no nos debemos sorprender que dos de los animales marinos más grandes como la tortuga laúd (*D. coriacea*) y el pez óseo más grande, el pez luna (*Mola mola*) se alimenten exclusivamente de medusas scyphozoas (DAVENPORT, 1998, 2017; HOUGHTON *et al.*, 2006; WALLACE *et al.*, 2006).

En el Ecosistema de Humboldt, específicamente en la zona de Pisco, tenemos evidencia del consumo de *C. plocamia* por la tortuga laúd. Históricamente los pescadores artesanales en Pisco usaban las grandes concentraciones de estas medusas para capturar tortuga laúd durante los años 1960s, 1970s y 1980s (BROTZ *et al.*, 2017), lo que fue relatado por los pescadores artesanales y corroborado por (FRAZIER, 1979). Como se indicó en los resultados, la tortuga laúd evidenció consumo de *C. plocamia* (>95% FO); adicionalmente QUIÑONES *et al.* (2015) basándose en datos de ocurrencia (n=84) de tortugas laúd (2010 - 2014) mayoritariamente juveniles y subadultas en San José (06°45'S), Salaverry (08°13'S) y en Pisco (13°44'W) y Lagunillas (13°54'W) determinaron que existe correlación positiva (Pearson,  $r=0.935$ ) con la abundancia de la medusa Scyphozoa; esas interacciones son mayores en verano y otoño donde se producen mayores agregaciones de la medusa (QUIÑONES *et al.*, 2008).

En octubre de 1978 se registraron 167 caparazones de tortuga laúd en un cañón en Pucusana (12°28'S, 76°47'S), producto de la pesquería artesanal (HAYS - BROWN & BROWN, 1982), estas capturas provenían del verano o de años precedentes. Coincidientemente en 1987 se registró mayor abundancia de *C. plocamia* en Perú, que alcanzó a 12,4 kg *C. plocamia*/1000 m<sup>3</sup> (QUIÑONES *et al.*, 2015), que por lo menos fue 400% más alta luego de analizar una serie de tiempo de 45 años (1972 - 2014) (QUIÑONES *et al.*, 2018). La presencia de *C. plocamia* en aguas costeras podría haber influido en la mayor presencia de tortuga laúd juvenil y subadulta dentro de la plataforma continental.

En Perú durante los años 1960's, 1970's y 1980's se produjeron mayores extracciones de tortuga laúd, superando los cálculos realizados con datos históricos en los que se especifica mortalidad de 200 tortugas laúd por año (PRITCHARD, 1971; FRAZIER, 1979). Lamentablemente la extracción de estos ejemplares por pesca en el Pacífico sureste podrían haber contribuido significativamente al delicado estado de esta subpoblación la cual podría estar cerca a la extinción (SPOTILA *et al.*, 2000).

Podemos proponer una segregación ontogénica de la distribución espacial de tortuga laúd en el Pacífico

Therefore, we should not be surprised that two of the largest marine animals, the leatherback turtle (*D. coriacea*) and the largest bony fish, the common mola (*Mola mola*), feed exclusively on Scyphozoan jellyfish (DAVENPORT, 1998, 2017; HOUGHTON *et al.*, 2006; WALLACE *et al.*, 2006).

In the Humboldt Ecosystem, specifically in the Pisco area, we found that leatherback ingests *C. plocamia*. Historically, artisanal fishermen in Pisco used the large concentrations of these jellyfish to catch leatherbacks during the 1960s, 1970s, and 1980s (BROTZ *et al.*, 2017), which was reported by artisanal fishermen and corroborated by FRAZIER, 1979. The results show that *D. coriacea* consumes *C. plocamia* (>95% FO). In addition, QUIÑONES *et al.* (2015) determined that there is a positive correlation (Pearson,  $r=0.935$ ) with the abundance of the Scyphozoan jellyfish, based on occurrence data (n=84) of mostly juvenile and sub-adult leatherback turtles (2010 - 2014) in San José (06°45'S), Salaverry (08°13'S), and in Pisco (13°44'W) and Lagunillas (13°54'W). Such interactions are greater in summer and autumn where there are greater aggregations of the jellyfish (QUIÑONES *et al.*, 2008).

In October 1978, a total of 167 leatherback shells were recorded in a canyon at Pucusana (12°28'S, 76°47'S). These were caught during the summer or in previous years by artisanal fisheries (HAYS - BROWN & BROWN, 1982). In 1987, a higher abundance of *C. plocamia* was recorded in Peru, reaching 12.4 kg *C. plocamia*/1000 m<sup>3</sup> (QUIÑONES *et al.*, 2015), which was at least 400% higher after analyzing a time series of 45 years (1972-2014) (QUIÑONES *et al.*, 2018). The presence of *C. plocamia* in coastal waters could have increased the presence of juvenile and subadult leatherbacks within the shelf break.

In Peru, during the 1960s, 1970s, and 1980s, there were major extractions of leatherbacks, which exceeded the estimates made with historical data where mortality of 200 leatherbacks per year was specified (PRITCHARD, 1971; FRAZIER, 1979). Unfortunately, the extraction of these specimens by fishing in the Southeast Pacific could have made a significant contribution to the delicate status of this subpopulation, which could be close to extinction (SPOTILA *et al.*, 2000).

We can propose ontogenetic segregation of the spatial distribution of leatherback sea turtles in the Southeast Pacific, with a juvenile and sub-adult

sureste, evidenciándose una población juvenil y subadulta en aguas nerítico-costeras del Perú (<30 mn DC), lo cual podría estar influenciado por las grandes proliferaciones de la medusa scyphozoa *C. plocamia*, que es su dieta principal. Por el contrario, en etapas más avanzadas de su desarrollo ontogénico, la población de tortugas laúd tendrían mayor preferencia por zonas oceánicas (~300 - 1500 mn DC), frente a Perú y Chile. Esta población oceánica probablemente se esté alimentando de otro tipo de presas gelatinosas (Fig. 4).

Sin embargo, se necesita aún más información sobre estructura de tallas en zonas oceánicas para poder disminuir el sesgo en la data de la estructura poblacional. Este tipo de información de estructura de tallas y la segregación ontogénica a nivel espacial es fundamental, debido a que puede contribuir a las medidas de manejo a través de técnicas de modelaje ecosistémico que ayuden a la conservación y preservación de esta especie seriamente amenazada en el Pacífico este.

population in Peruvian neritic-coastal waters (<30 nm offshore), which could be influenced by the large proliferation of the Scyphozoan jellyfish *C. plocamia*, which is their main food item. Nonetheless, in more advanced stages of their ontogenetic development, the leatherback population would have a greater preference for oceanic areas (~300 - 1500 nm offshore), off Peru and Chile. This oceanic population is probably feeding on other types of gelatinous prey (Fig. 4).

There is still a need for more information on size structure in oceanic areas to reduce the bias in the population structure data. This type of information on size structure and ontogenetic segregation at the spatial level is essential because it can support management measures through ecosystem modeling techniques that help the conservation and preservation of this seriously endangered species in the eastern Pacific.

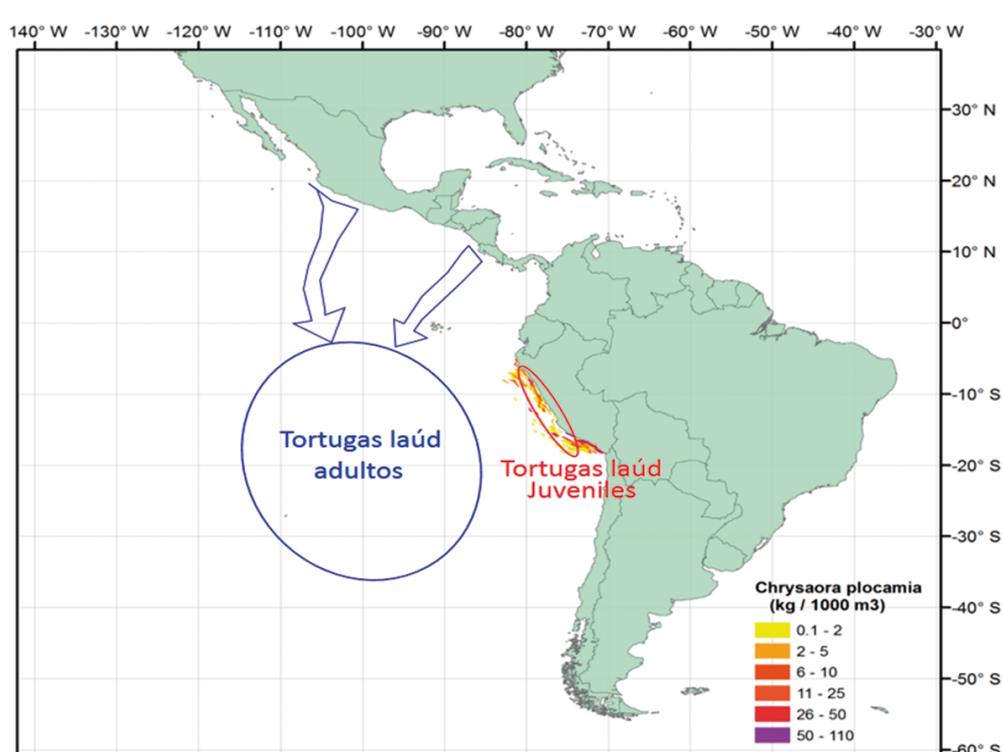


Figura 4.- Distribución costera (>30 mn) de juveniles y subadultas de tortuga laúd (elipse roja) en Perú, donde se produce traslape con la distribución espacial de *Chrysaora plocamia*. En zonas oceánicas (300 – 1500 mn), elipse azul, distribución de adultos de tortugas laúd

Figure 4. Coastal distribution (>30 nm) of juvenile and sub-adult leatherback sea turtles (red ellipse) in Peru, where there is overlap with the spatial distribution of *Chrysaora plocamia*. In oceanic areas (300 - 1500 nm), blue ellipse, adult leatherback distribution

## REFERENCIAS/REFERENCES

- ALFARO-SHIGUETO J, DUTTON P, VAN BRESSEM M, MANGEL J. 2007. Interactions between leatherback turtles and Peruvian artisanal fisheries. Chelonian Conservation and Biology. 6: 129-134.
- ALFARO-SHIGUETO J, MANGEL J, BERNEDO F, DUTTON P, SEMINOFF J, GODLEY B. 2011. Small-scale fisheries of Peru: a major sink for marine turtles in the Pacific. Journal of Applied Ecology. 48: 1432-1440.
- ARANDA C, CHANDLER M. 1989. Las tortugas marinas del Perú y su situación actual. Boletín de Lima. 62: 77-86.
- BAILEY H, FOSSETTE S, BOGRAD S, SHILLINGER G, SWITHENBANK A, GEORGES J, BLOCK B. 2012. Movement patterns for a critically endangered species, the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*), linked to foraging success and population status. PLoS One, 7: e36401.
- BROTZ L, SCHIARITI A, LÓPEZ-MARTÍNEZ J, ÁLVAREZ-TELLO J, HSIEH Y, JONES R, QUIÑONES J, MIANZAN H. 2017. Jellyfish fisheries in the Americas: origin, state of the art, and perspectives on new fishing grounds. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 27: 1-29.
- DAVENPORT J. 1998. Sustaining endothermy on a diet of cold jelly: Energetics of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. British Herpetological Society Bulletin. 62: 4-8.
- DAVENPORT J. 2017. Crying a river: how much salt-laden jelly can a leatherback turtle really eat? Journal of Experimental Biology. 220: 1737-1744.
- DEN HARTOG J, VAN NIEROP M. 1984. A study on the gut contents of six leathery turtles *Dermochelys coriacea* (Linnaeus) (Reptilia: Testudines: Dermochelyidae) from British waters and from the Netherlands. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie. 36 pp.
- DE PAZ N, REYES J, ORMEÑO M, ANCHANTE H, ALTAMIRANO A. 2006. Immature Leatherback mortality in coastal gillnet fisheries off San Andres, Southern Peru, Twenty-Six Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Creta, Grecia.
- DE PAZ N, DIAZ P, ORMEÑO M, DUTTON P, REYES J, GOYA E, VERA M. 2016. From retaining to releasing leatherbacks: A collaborative conservation initiative among fishermen and researchers in Peru. Proceedings of the Thirty-Six Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Lima, Perú.
- DONOSO M, DUTTON P. 2010. Sea turtle bycatch in the Chilean pelagic longline fishery in the southeastern Pacific: Opportunities for conservation. Biological Conservation. 143: 2672-2684.
- DOYLE T, HOUGHTON D, McDEVITT R, DAVENPORT J, HAYS G. 2007. The energy density of jellyfish: estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 343: 239-252.
- ECKERT S A. 2002. Distribution of juvenile leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* sightings. Marine Ecology Progress Series. 230: 289-293.
- FRAZIER J. 1979. Marine Turtles in Peru and the East Pacific. Office of Zoological Research, National Zoological Park, Smithsonian Institution. Unpublished manuscript.
- FRAZIER J, BONAVIA D. 2000. Prehispanic marine turtles in Peru: Where were they? In: Abreu-Grobois F, Briseño-Dueñas R, Marquez R, Sarti L. (comps.), Proceedings of the Eighteenth International Sea Turtle Symposium.
- U. S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-436: 243-245.
- HAYS BROWN C, BROWN W. 1982. Status of sea turtles in the southeastern Pacific: Emphasis on Peru. In: Bjorndal K. (ed.), Biology and Conservation of Sea Turtles. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. 235-240 pp.
- HAYS G, DOYLE T, HOUGHTON J. 2018. A paradigm shift in the trophic importance of jellyfish? Trends in ecology & evolution. 33: 873-884.
- HEASLIP S, IVERSON S, BOWEN W, JAMES M. 2012. Jellyfish support high energy intake of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*): video evidence from animal-borne cameras. PloS ONE. 7: e33259.
- HOUGHTON J, DOYLE T, WILSON M, DAVENPORT J, HAYS G. 2006. Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. Ecology. 87: 1967-1972.
- HYSLOP E J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. Journal of Fish Biology. 17: 411-429.
- JAMES M, HERMAN T. 2001. Feeding of *Dermochelys coriacea* on Medusae in the Northwest Atlantic. Chelonian Conservation and Biology. 4: 202-205.
- JONES T, SEMINOFF J. 2013. Feeding biology: advances from field-based observations, physiological studies, and molecular techniques. In: The Biology of Sea Turtles. III: 228-265. CRC Press.
- KAPLAN I. 2005. A risk assessment for Pacific leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 62: 1710-1719.
- LAUD OPO. 2020. Enhanced, coordinated conservation efforts required to avoid extinction of critically endangered Eastern Pacific leatherback turtles. Scientific reports. 10(1): 4772.
- MORALES V, VARGAS P. 1996. Legislation protecting marine turtles in Peru. Marine Turtle Newsletter. 75: 22-23.
- NAGY K, GIRARD I, BROWN T. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. Annual Review of Nutrition. 19: 247-277.
- PINEDO M. 1988. La pesquería artesanal en la caleta de San Andrés - Pisco. En Wosnitza-Mendo, C., M. Espino & M. Veliz (eds), La pesquería artesanal en el Perú durante junio 1986 a junio 1988. Informe Instituto del Mar del Perú. 93: 127-130.
- PRITCHARD P. 1971. The leatherback or leathery turtle *Dermochelys coriacea*. IUCN Monograph No. 1. IUCN, Morges, Switzerland. 39 pp.
- QUIÑONES J. 2008. *Chrysaora plocamia* Lesson, 1830 (Cnidaria, Scyphozoa) frente a Pisco, Perú. Informe Instituto del Mar del Perú. 35: 221-230.
- QUIÑONES J, QUISPE S, GALINDO O. 2017. Illegal capture and black market trade of sea turtles in Pisco, Peru: the never-ending story. Latin American Journal of Aquatic Research. 45: 615-621.
- QUIÑONES J, CARMAN V G, ZEBALLOS J, PURCA S, MIANZAN H. 2010. Effects of El Niño-driven environmental variability on black turtle migration to Peruvian foraging grounds. In Jellyfish Blooms: New Problems and Solutions (pp. 69-79). Springer, Dordrecht.
- QUIÑONES J, ALFARO-SHIGUETO J, PAREDES E, MANGEL J, QUISPE J. 2015. Jellyfish abundance and kelvin waves drive juvenile and sub-adult leatherback presence in

- Peruvian waters. Proceedings of the Thirty-five Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Dalaman Mugla, Turquia.
- QUIÑONES J, CHIAVERANO L, AYÓN P, ADAMS G, MIANZAN H, ACHA E. 2018. Spatial patterns of large jellyfish *Chrysaora plocamia* blooms in the Northern Humboldt Upwelling System in relation to biological drivers and climate. ICES Journal of Marine Science. 75: 1405-1415.
- RIASCOS J M, DOCMAC F, REDDIN C, HARROD C. 2015. Trophic relationships between the large scyphomedusa *Chrysaora plocamia* and the parasitic amphipod *Hyperia curticephala*. Marine Biology. 162(9): 1841-1848.
- REINA R, MAYOR P, SPOTILA J, PIEDRA R, PALADINO F. 2002. Nesting ecology of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, at Parque Nacional Marino las Baulas, Costa Rica: 1988–1989 to 1999–2000. Copeia. 653-664 pp.
- ROSECCHI E, NOUAZE Y. 1987. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes. 49: 111-123.
- SABA V, SHILLINGER G, SWITHENBANK A, BLOCK B, SPOTILA J, MUSIK J, PALADINO F. 2008. An oceanographic context for the foraging ecology of eastern Pacific leatherback turtles: Consequences of ENSO. Deep-Sea Research I. 55: 646-660.
- SANTIDRÍAN-TOMILLO P, VELEZ E, REINA R, PIEDRA R, PALADINO F, SPOTILA J. 2007. Reassessment of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) population nesting at Parque Nacional Marino Las Baulas: effects of conservation efforts. Chelonian Conservation and Biology. 6: 54-62.
- SANTIDRÍAN TOMILLO P, SABA V, BLANCO G, STOCK C, PALADINO F, SPOTILA J. 2012. Climate driven egg and hatchling mortality threatens survival of Eastern Pacific leatherback turtles. PLoS One. 7: e37602.
- SARTI-MARTINEZ L, BARRAGÁN A, GARCIA-MUÑOZ D, GARCIA N, HUERTA P, VARGAS F. 2007. Conservation and biology of the leatherback turtle in the Mexican Pacific. Chelonian Conservation and Biology. 6: 70-78.
- SPEARMAN C. 1961. The proof and measurement of association between two things. In J. J. Jenkins & D. G. Paterson (Eds.), Studies in individual differences: The search for intelligence (p. 45–58). Appleton-Century-Crofts. <https://doi.org/10.1037/11491-005>
- SPOTILA J, REINA R, STEYERMARK A, PLOTKIN P, PALADINO F. 2000. Pacific leatherback turtles face extinction. Nature. 405: 529-530.
- SHILLINGER G, SWITHENBANK A, BOGRAD S, BAILEY H, CASTELTON M, WALLACE B, SPOTILA J, PALADINI F, PIEDRA R, BLOCK B. 2010. Identification of high-use internesting habitats for eastern Pacific leatherback turtles: role of the environment and implications for conservation. Endangered Species Research. 10: 215-232.
- SHILLINGER G, SWITHENBANK A, BAILEY H, BOGRAD S, CASTELTON M, WALLACE B, BLOCK B. 2011. Vertical and horizontal habitat preferences of post-nesting leatherback turtles in the South Pacific Ocean. Marine Ecology Progress Series. 422: 275-289.
- VARGAS P, TELLO P, ARANDA C. 1994. Sea turtle conservation in Peru: The present situation and a strategy for immediate action. In: Bjorndal K, Bolten A, Jhonston D, Eliazar P. (comps.), Proceedings of the Fourteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-351: 159-161.
- WALLACE B, TIWARI M, GIRONDOT M. 2013. *Dermochelys coriacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T6494A43526147. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T6494A43526147.en>
- WALLACE B, KILHAM S, PALADINO F, SPOTILA J. 2006. Energy budget calculations indicate resource limitation in Eastern Pacific leatherback turtles. Marine Ecology Progress Series. 318: 263-270.
- WITT M, BRODERICK A, JOHNS D, MARTIN C, PENROSE R, HOOGMOED M, GODLEY B. 2007. Prey landscapes help identify potential foraging habitats for leatherback turtles in the NE Atlantic. Marine Ecology Progress Series. 337: 231-244.